

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ И УСЛОВИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ: КАК ОЦЕНИТЬ ИХ СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ?

В.К. Шитиков¹, Т.Д. Зинченко^{1*}, Л.В. Головатюк²

¹Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, Тольятти, Россия; ²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок (Ярославская область), Россия

* Эл. почта: zinchenko.tdz@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 18.09.2023; принята к печати 12.10.2023

Предметом экологических исследований является количественная оценка связи между естественными и антропогенными факторами окружающей среды и биологическими свойствами видов (*traits*), определяющими условия их существования и механизмы адаптации. Получить в явном виде такие зависимости часто невозможно, но можно косвенно оценить их путем анализа таблиц распределения обилия обнаруженных видов с известными характеристиками по участкам наблюдений, где проводился мониторинг абиотических переменных. Для совместного статистического анализа трех таких наборов данных в статье используются два метода, описанных в литературе. Первый – анализ соответствия с двойными ограничениями (*double constrained correspondence analysis* dc-CA), – выполняет многомерную ординацию видов и участков с дополнительными осями координат «факторы и свойства», при которой достигается максимум доли совокупной объясненной вариации. Второй – построение байесовской модели логистической регрессии. Его результатом является нормированная матрица экологического «средства» (*affinity*) каждого вида по отношению к каждому биотопу, основанная на всем комплексе исходных данных. Эти методики апробировались на едином материале – базе данных многолетней гидробиологической съемки макробоентоса малых и средних рек на территории Среднего и Нижнего Поволжья. Нами оценивалась статистическая значимость и пропорции совместного влияния экологических свойств среды и биологических характеристик видов на таксономическую структуру донных сообществ. На основе анализа коэффициентов моделей ранжировались эффекты влияния отдельных биологических признаков и абиотических факторов на вероятность появления вида в конкретном сообществе. Для каждого участка рек оценивалось «темное разнообразие» (*dark diversity*), то есть совокупность видов, которые теоретически по своим функциональным и аутоэкологическим характеристикам могут принадлежать к рассматриваемому сообществу, но пока не были обнаружены.

Ключевые слова: пресноводный бентос, бассейн реки Волга, свойства видов, абиотические факторы, анализ соответствия, байесовские модели, темное разнообразие.

THE BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SPECIES AND THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS: HOW IS IT POSSIBLE TO EXPLAIN THEIR JOINT IMPACT ON THE STRUCTURE OF BENTHOS COMMUNITIES

V.K. Shitikov¹, T.D. Zinchenko^{1*}, L.V. Golovatiuk²

¹Institute of Volga Basin Ecology, Togliatti, Russia;

²Papanin Institute Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Borok (Yaroslavskaia Oblast), Russia

* Email: zinchenko.tdz@yandex.ru

Ecological studies include quantitative assessments of relations between the natural and anthropogenic environmental factors and the biological properties (*traits*) of species that determine the conditions of their life and the mechanisms of their adaptation. It is often impossible to determine such conditions explicitly. However, they still may be assessed indirectly by analyzing the tables of abundance distribution of observable species vs. the known characteristics of the sites where abiotic variables were monitored. For a joint statistical analysis of three sets of such data, two published approaches are used in the present paper. The first one is double constrained correspondence analysis (dc-CA), which provides for a multidimensional ordination of species and sites with additional coordinate axes (*factors and properties*) so as to find a maximum of total explainable variation share. The second one is constructing a Bayesian logistic regression model. Its result is a normalized table of ecological affinity of each species to each biotope based on the totality of the initial data. These two approaches were tested against a single body of data available in the database of a long-term hydrobiological monitoring of meso-benthos of small and medium-size rivers in the Middle and Low Volga basin. We evaluated the statistical significance and proportions of the joint influences of the environmental conditions and the biological characteristic of species on the taxonomic structures of benthic communities. Based on the analysis of model parameters, the effects of defined biological traits and abiotic factors on the probability of the presence of a defined species in a defined community were ranked. For each river segment, the “dark diversity” i.e. the set of the species that theoretically may be expected to belong to a defined community but have not been found in it as yet was determined.

Keywords: freshwater benthos, Volga river basin, species traits, environmental variables, dc-CA, Bayesian models, dark diversity.

Введение

Современные экологические исследования включают описание, объяснение и моделирование взаимоотношений между сообществами и окружающей средой. При этом для получения более обоснованных выводов расширяется состав исходных данных, вовлекаемых в такой анализ. Экологи приходят к выводу, что появление и последующее развитие каждого вида в конкретном местообитании определяется не только лимитирующими факторами среды, но и совокупностью его собственных функциональных и морфологических характеристик (*traits*), которые позволяют организмам адаптироваться к меняющимся условиям биотопов и занять свое место в сообществе с учетом всего комплекса эндогенных взаимодействий [10, 19–20].

В 70–80-х годах прошлого века была отработана технология прямого ординационного анализа, использующая две совокупности данных: матрица **Y**, описывающая изучаемое мета-сообщество (встречаемость или численность *p* видов на *n* участках), и характеристики среды обитания **E**, то есть *m* абиотических факторов для *n* участков, которые выполняют роль независимых переменных многомерной модели $Y \sim E$, объясняющей связи в экосистеме [2, 9].

В 90-х годах развивается концепция так называемых Г-образных таблиц [5, 11], которые состоят из отрицательной центральной матрицы **Y** и двух связанных с ней матрицами предикторов **E** и **T** для строк и столбцов – см. рис. 1. Добавление третьей матрицы **T** ($p \times s$) с установленными биологическими признаками численностью видов *s* дает возможность проверки гипотез о том, как эти характеристики определяют реакцию видов на особенности среды обитания. Такой подход обеспечивает конечную эффективность биомониторинга и может быть использован для природоохранных целей [4].

	Виды	Факторы среды
Участки	$Y =$ встречаемость, численность, биомасса	$E =$ pH, глубина, ионный состав, тяжелые металлы, кислород
Свойства	$T^t =$ масса тела, тип питания, участие в дрефте, количество генераций	$F =$ "четвертый угол"

Рис. 1. Состав таблицы Г-образных данных: **Y** – матрица, описывающая видовую структуру мета-сообщества; **E** – матрица экологических факторов среды по участкам

На рис. 1 таблица «четвертого угла» **F** – неизвестная матрица ($m \times s$), отражающая связи между переменными среды и свойствами видов, интерпретация которых, собственно, и является предметом экологических исследований. Трудность статистического анализа и моделирования таких данных заключается в проблеме оценки корреляции $f = \text{cor}_Y(e, t) = e^t Y t$, поскольку **T** и **E** связаны между собой лишь опосредованно через комбинации встречаемости видов на участках **Y**. Алгоритмы оптимальной трехтабличной ординации поэтапно совершенствовались и усложнялись – от с RLQ-анализа [5] и модифицированного метода четвертого угла [6] до четко математически обоснованного анализа соответствий с двойными ограничениями dc-CA [18]. Разрабатывается технология полного разложения вариации объединенного пространства «сообщество-среда-ниша-свойства видов-территория» CENTS (*Community–Environment–Niche–Traits–Space*) [17].

Другое направление связано с построением байесовских моделей. Алгоритмы моделирования совместного пространственного распределения видов [12, 16], кроме представленной выше Г-таблицы, дополнительно учитывают филогенетическую структуру сообществ и пространственную автокорреляцию данных в точках наблюдений. Унифицированная байесовская модель логистической регрессии [7] включает в качестве независимых предикторов как переменные, описывающие условия окружающей среды, так и функциональные и аутэкологические характеристики видов. Результатом подгонки такой модели являются нормированная матрица экологического «сродства» (*affinity*) каждого вида по отношению к каждому биотопу, основанная на всем комплексе исходных данных.

В настоящей статье рассматриваются и сопоставляются между собой методики построения прямых ординаций с двойными ограничениями dc-CA [13] и байесовской модели «виды на участках» для оценки компонентов видового разнообразия [7] на едином исходном материале – результатам многолетней гидробиологической съемки макрозообентоса малых и средних рек на территории Среднего и Нижнего Поволжья. Основная цель – оценить статистическую значимость и пропорции совместного влияния экологических свойств среды (**E**) и биологических характеристик видов (**T**) на таксономическую структуру донных сообществ (**Y**). На основе анализа коэффициентов моделей ставится также задача оценить эффекты влияния отдельных биологических признаков и абиотических факторов на вероятность появления вида в конкретном сообществе.

Материал исследований

Анализ взаимосвязи таксономического состава донных сообществ с абиотическими условиями водной

среды и экологическими характеристиками отдельных видов проводили по результатам многолетних (1990–2019 годы) исследований на территории Среднего и Нижнего Поволжья [1, 8]. Гидробиологическую съемку макрозообентоса проводили в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в том числе, на семи реках аридного региона бассейна оз. Эльтон. Средние реки были разделены на относительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом, было исследовано $n = 132$ локальных сообщества, в каждом из которых по стандартным методикам выделено до 40 видов макрозообентоса.

Всего было взято 1400 проб с идентификацией 740 видов и таксонов рангом выше вида, которые для дальнейшего статистического анализа были ограничены списком из 147 таксонов, встретившихся не менее чем в 15 пробах или на 10 участках из 132. На основе данных о встречаемости этих видов формировалась исходная матрица Y размерностью 132×147 .

Матрицу T характеристик видов ограничили 3 количественными показателями (логарифм среднего индивидуального веса, мг/экз, вычисленный по всем выполненным пробам; индекс сапробности в модификации Зелинки-Марвина; индекс экологичности донного грунта) и одной качественной переменной – тип питания, преимущественный для каждого вида.

Индексы сапробности для видов рассчитывали по формуле:

$$Sr = (0 \cdot s_x + 1 \cdot s_o + 2 \cdot s_p + 3 \cdot s_a + 4 \cdot s_p) / 10,$$

где s_x , s_o , s_p , s_a , s_p – сапробные валентности для ксеносапробной, олигосапробной, β -мезасапробной, α -мезасапробной и полисапробной зон соответственно.

Индекс экологичности донного грунта рассчитывали по сходной методике: все грунты относились к 6 разрядам загрязненности (от 1 – песчано-гравийные до 6 – черный ил), вычисляли валентности, пропорциональные частотам встречаемости каждого вида в каждом типе грунта, после чего находили обобщенную валентность. Виды по типу питания были отнесены к 4 категориям: 1 – фитофаги-собиратели, 2 – хищники-хвататели, 3 – детритофаги-собиратели, 4 – сестонофаги-фильтраторы. Размерность матрицы T 147×6 , поскольку при построении модели каждая градация типа питания рассматривалась как отдельная переменная.

Матрицу E условий внешней среды для каждого участка рек формировали по данным параллельного мониторинга 30 показателей, включающих гидрологические параметры водотоков, индексы качества воды и содержание основных химических ингредиентов, а также растровых таблиц, содержащих основные

климатические показатели для региона исследований, загруженных с сервера свободно распространяемой информации WorldClim. Поскольку между всеми этими переменными наблюдалась сильная корреляционная связь, проводили анализ индексов инфляции дисперсии VIF и удаляли избыточные предикторы из рассмотрения. В результате было отобрано 7 факторов среды с приемлемой коллинеарностью, на основе которых формировалась матрица E 132×7 .

Перед построением моделей все переменные матриц T и E стандартизировали с использованием среднего и стандартного отклонения. Представленные ниже расчеты выполняли с использованием языка и статистической среды R вер. 3.6, специализированных пакетов `ade4` и `DarkDiv`, а также скриптов, представленных в приложениях к статьям [7, 13].

Анализ соответствий с двойными ограничениями

Анализ соответствий с двойными ограничениями (*double constrained Correspondence Analysis*, dc-CA) является многомерным методом ординации, который позволяет находить линейные комбинации биологических признаков видов и переменных окружающей среды, максимизирующие оценку «корреляции четвертого угла» [18]. Алгоритм dc-CA реализовывали в результате ряда последовательных шагов [7].

Канонический анализ соответствия (модель CCA1; $Y \sim E$), позволяющий определить, в какой мере вариация значений обилия видов объясняется факторами окружающей среды. При этом для каждого вида рассчитываются координаты многомерных центроидов экологических ниш S^* [14], ортонормированных на абиотические переменные.

Взвешенный анализ избыточности (RDA2; $S^* \sim T$), который превращает ординацию с одним ограничением, полученную на шаге 1, в ординацию с двумя ограничениями и оценивает, какая доля дисперсии центроидов видовых ниш S^* объясняется биологическими свойствами видов.

Канонический анализ соответствия (CCA3; $Y^t \sim T$), позволяющий определить, в какой мере вариация значений обилия видов объясняется их биологическими свойствами. Он позволяет получить оценки вариации R^* взвешенных средних значений признаков, ортонормированных по всему мета-сообществу.

Взвешенный анализ избыточности (RDA4; $R^* \sim E$), аналогичный шагу 2, который оценивает, какая доля дисперсии взвешенных средних R^* биологических свойств видов объясняется факторами среды.

Обобщение всех результирующих сводных статистик с шагов 1–4 и получение ординационных оценок dc-CA.

Канонический анализ соответствия CCA1 и CCA3 использовали для оценки статистической значимости

коэффициентов линейной регрессии GLM по F - и χ^2 -критериям применительно к предикторам **T** и **E** – см. табл. 1. Эта и все последующие проверки осуществляли с использованием перестановочного теста, то есть проводили многократное случайное перемешивание строк исходных таблиц и оценивали независимость результатов проверки нулевой гипотезы от процесса хаотического обмена.

Ординационные графики CCA1 и CCA3 хорошо интерпретируются предметно. На диаграмме участков рек под влиянием абиотических факторов среды (рис. 2а) легко просматривается широтный градиент от лесостепной зоны с повышенным уровнем осадков и расчлененностью рельефа (верховья р. Сок и р. Байтуган) до климатически более теплого Волгоградского водохранилища (устье р. Еруслан). Особое место на графике занимают высокоминерализованные реки бассейна оз. Эльтон (устье р. Хары, Чернавка и проч.).

В ординации видов, обусловленной их биологическими характеристиками, наиболее важное место занимает степень устойчивости организмов к загрязнению донного грунта – см. рис. 2б. Справа на диаграмме можно выделить группу полисапробных и галофильных видов, толерантных к критическим условиям среды: *Chironomus salinarius* (ChChi.sr), *Cricotopus salinophilus* (ChCri.sf), *Ephydra* sp. (EbEdr.sp), а слева –

виды, встречающиеся преимущественно в чистых водотоках: *Atherix ibis* (AtAth.ib), *Elmis aenea* (CoElm.an), *Hydropsyche pellucidula* (TrHyd.p), *Eukiefferiella gr. gracei* (ChEuk.gr), *Orthocladus oblidens* (ChOrc.o.), *Baetis rhodani* (EpBst.r.), *Odontomesa fulva* (ChOdo.f). Небольшая вариация по оси ординат обусловлена характером питания и средним весом организмов: *Unio pictorum* (UnUni.p.).

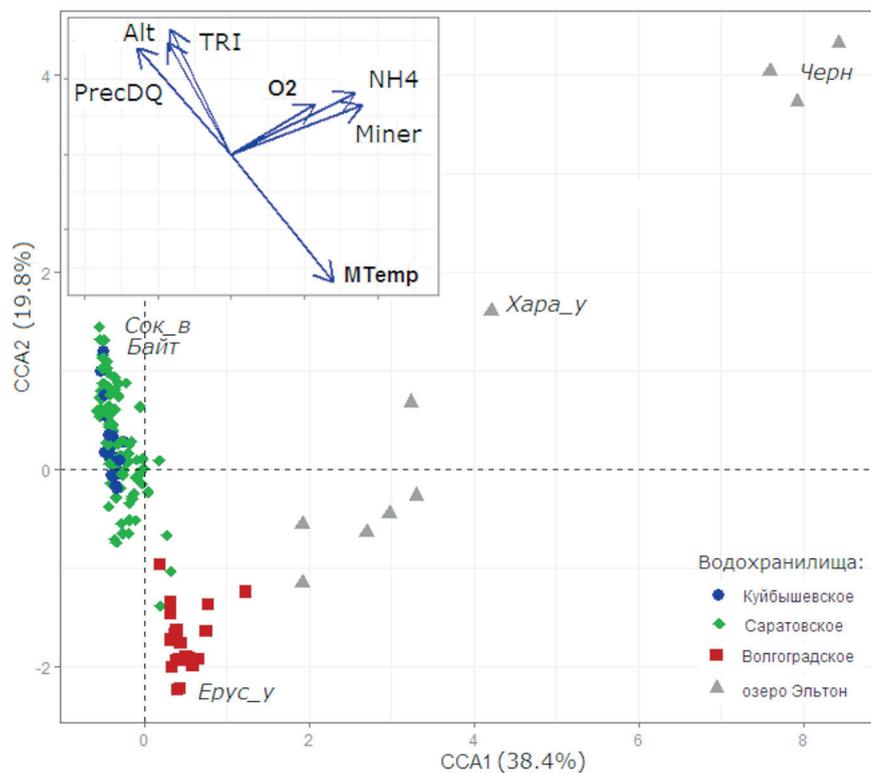
Взвешенный анализ избыточности (модели RDA2 и RDA4) позволил установить, что вариация обилия видов в мета-сообществе объясняется совместным влиянием как абиотических факторов среды, так и биологическими характеристиками самих видов. Значения коэффициента RV , который можно рассматривать как расширение двумерного коэффициента корреляции на многомерный случай, показывают статистически значимую связь между таблицей экологически структурированных центроидов ниш S^* и свойствами видов **T** ($RV = 0,324$, $p = 0,001$) и, с другой стороны, между таблицей структурированных средних биологических свойств видов R^* и абиотическими факторами **E** ($RV = 0,493$, $p = 0,001$).

По результатам объединения RDA2 и RDA4 первое собственное значение dc-CA объясняет 89,6% от общей приведенной вариации **F**, а коэффициент корреляции «четвертого угла», соответствующей этой оси,

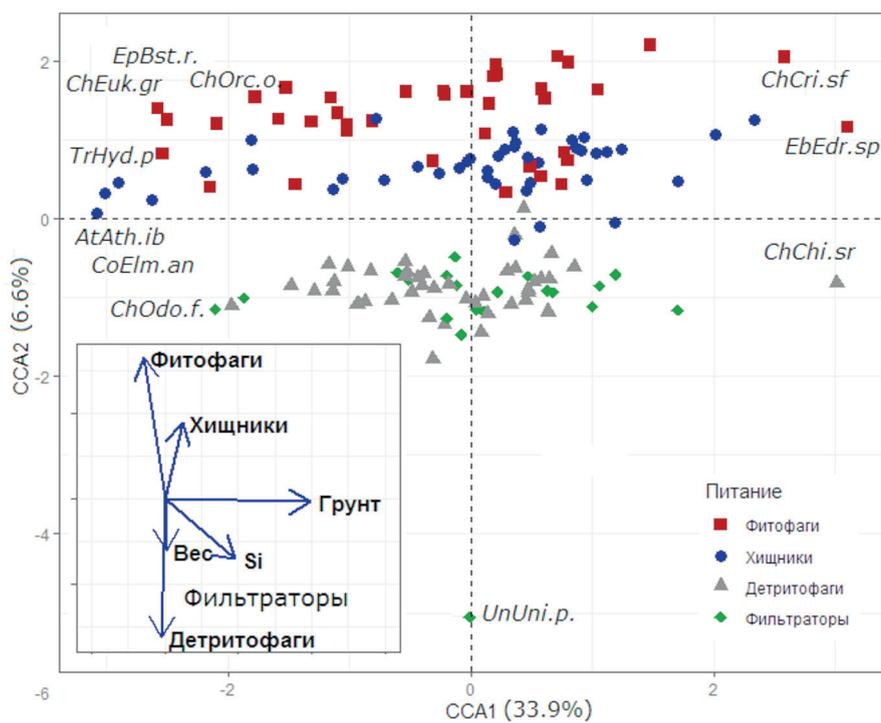
Табл. 1

Дисперсионный анализ (ANOVA) моделей CCA с использованием перестановочного теста (999 пермутаций)

Предикторы моделей	Число степеней свободы	Критерий с-квадрат	F-критерий	Вероятность Pr (>F)
<i>Модель CCA1 зависимости структуры мета-сообщества от абиотических факторов</i>				
Среднегодовая температура (MTemp)	1	0,280	11,544	0,001
Осадки за летний квартал (PrecDQ)	1	0,042	1,723	0,008
Высота над уровнем моря (Alt)	1	0,056	2,285	0,002
Расчлененность рельефа (TRI)	1	0,050	2,043	0,006
Минерализация воды (Miner)	1	0,230	9,451	0,001
Аммонийный азот (NH ₄)	1	0,064	2,645	0,005
Содержание кислорода (O ₂)	1	0,042	1,720	0,013
Все предикторы модели	7	0,763	4,488	0,001
Остатки	124	3,011		
<i>Модель CCA3 зависимости структуры мета-сообщества от свойств видов</i>				
Средний вес экземпляра (Вес)	1	0,021	0,911	0,429
Экологичность грунта (Грунт)	1	0,336	14,393	0,001
Индексы сапробности (Si)	1	0,028	1,187	0,174
Фитофаги	1	0,047	1,999	0,007
Хищники	1	0,039	1,681	0,009
Детритофаги	1	0,030	1,294	0,125
Все предикторы модели	6	0,502	3,577	0,001
Остатки	140	3,272		



а



б

Рис. 2. Ординационные диаграммы канонического анализа соответствия структуры мета-сообщества абиотическим факторам СС1 (а) и свойствам видов СС3 (б). Сокращенные обозначения см. в табл. 1 и по тексту

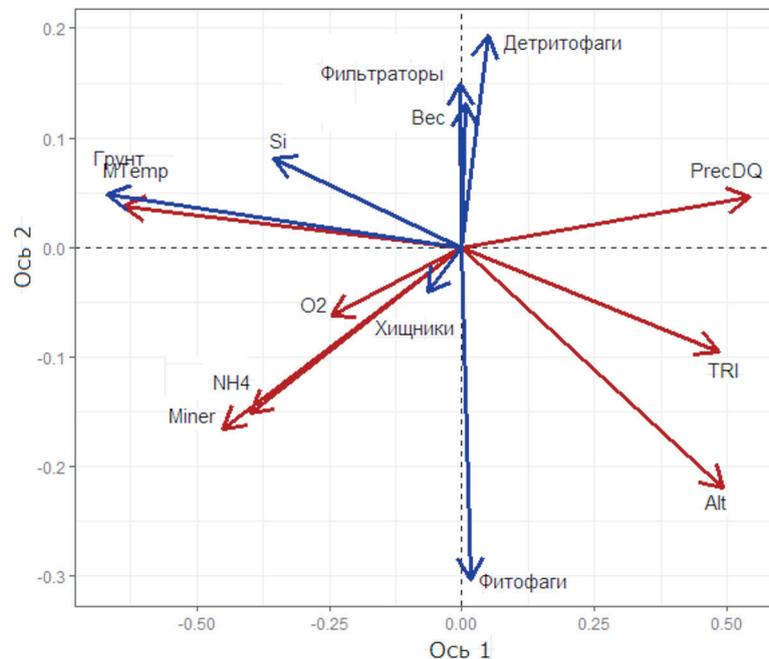


Рис. 3. Корреляционная связь независимых переменных ординационной модели с двумя ограничениями dc-SA. Сокращенные обозначения см. в табл. 1

оценен как $f = 0,47$. Эффективность двойных ограничений (Т, Е) для объяснения таблицы обилия \mathbf{Y} , рассчитанная как соотношение собственных значений dc-SA к модели с отсутствием ограничений, составила 0,52, что существенно превысило аналогичную эффективность ординарных ССА.

Корреляционный круг предикторов модели dc-SA, представленный на рис. 3, отражает результирующий характер взаимосвязи абиотических факторов среды и видовых признаков. Можно отметить низкий уровень корреляции между ними (исключение – тесная связь характера грунта с климатическими переменными), что свидетельствует о специфике воздействия каждого из представленных факторов на распределение обилия видов по изучаемой территории.

Байесовская модель для оценки вероятности встречаемости видов

Общая структура унифицированной байесовской модели «виды на участках» (*species-site unified model*) [7] представлена на рис. 4. Согласно модели, наблюдаемая видовая структура мета-сообщества, представленная матрицей \mathbf{Y} , аппроксимируется распределением Бернулли с матрицей вероятностей присутствия \mathbf{P} , $\mathbf{Y} \sim \text{Bern}(\mathbf{P})$, оценки которых (P_{ij}) могут быть получены как произведение значений пригодности S_{ij} и средства D_{ij} для каждого вида i на конкретном участке j . Индексы пригодности (*suitability*), оцениваемые из предположения, что совместно встречающиеся виды часто имеют общие экологические требования,

рассчитываются как стандартизованное отклонение этих частот от нуля-ожидания согласно гипергеометрическому распределению [7]. Обобщенная матрица \mathbf{D} экологического средства (*affinity*) рассчитывается с использованием всех возможных линейных комбинаций частных значений средства для каждого вида \mathbf{d}_{sp} и каждого участка \mathbf{d}_{site} , полученных с использованием двух моделей логистической регрессии.

Подгонка байесовской модели осуществлялась на основе итеративного процесса выбора исходных (априорных) оценок параметров модели и получении их результирующего (апостериорного) распределения. Этот процесс реализовали с использованием библиотеки JAGS методом построения длинных итеративных последовательностей нескольких марковских цепей Монте-Карло (МСМС), для которых распределение переходов определялось представленной выше структурой модели. Распределение коэффициентов модели было получено с использованием 5000 итераций для 3 цепей, формальная проверка сходимости которых осуществлялась с использованием статистики Гельмана-Рубина $R_{\text{hat}} = 1,06$, что соответствует вполне хорошему результату.

Матрицу вероятности \mathbf{S} использовали для отнесения i -го вида к j -му участку и осуществляли декомпозицию видового разнообразия на составляющие: «истинное разнообразие», когда прогноз совпадал с фактическим наблюдением, «темное разнообразие», то есть совокупности видов, которые теоретически по своим функциональным и аутоэкологическим характеристикам могут принадлежать к рассматриваемому

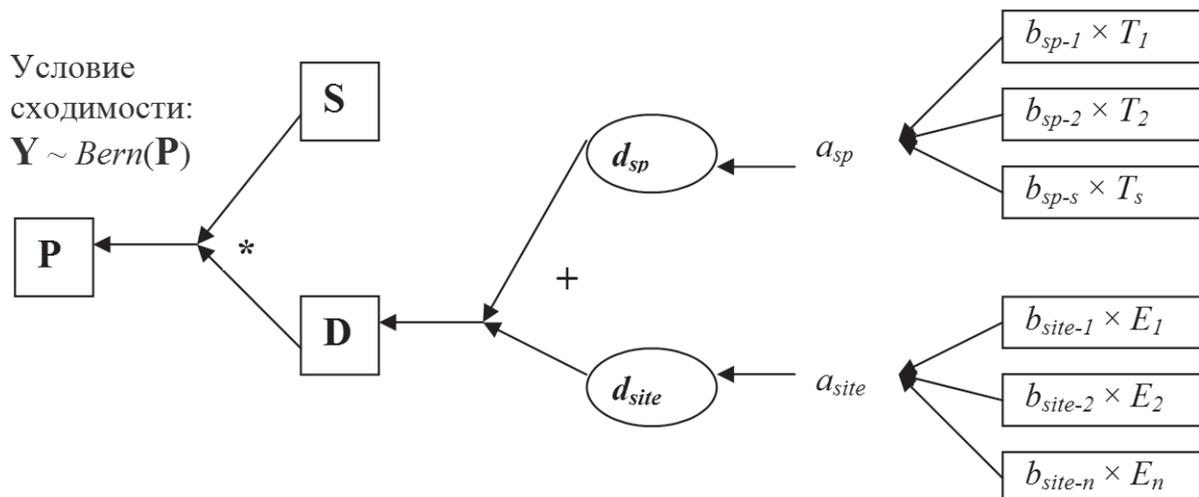


Рис. 4. Структура унифицированной байесовской модели [7], где: a_{sp} и a_{site} – свободные члены субмоделей логистической регрессии; b_{sp-i} и b_{site-i} – векторы коэффициентов для соответствующих строк матриц биологических признаков T_i и факторов среды E_i , применительно к виду i и участку j соответственно; d_{sp} и d_{site} – значения вероятностей экологического сродства для видов и участков; D – обобщенная матрица экологического сродства; S – матрица пригодности видов для каждого конкретного участка; P – матрица вероятностей Бернулли присутствия вида на участке.

Табл. 2

Показатели наблюдаемого и потенциального видового богатства р. Тукшумка, полученные на основе оценок вероятности пригодности S , сродства для видов d_{sp} , общего сродства D и унифицированной пригодности P

Вид	S	d_{sp}	D	P
<i>Наблюдаемое разнообразие</i>				
<i>Polypedilum scalaenum</i>	0,995	0,474	0,456	0,541
<i>Limnodrilus profundicola</i>	0,904	0,380	0,408	0,535
<i>Cricotopus sp.</i>	0,952	0,445	0,441	0,532
<i>Tanytarsus sp.</i>	0,961	0,473	0,455	0,523
<i>Prodiamesa olivacea</i>	1,000	0,535	0,486	0,514
<i>Paracladius conversus</i>	1,000	0,552	0,495	0,505
...				
<i>Темное разнообразие</i>				
<i>Stylaria lacustris</i>	0,937	0,291	0,361	0,599
<i>Limnodrilus sp.</i>	0,947	0,313	0,373	0,593
<i>Uncinaiis uncinata</i>	0,942	0,309	0,371	0,592
<i>Harnischia curtilamellata</i>	0,959	0,370	0,403	0,572
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	0,963	0,386	0,412	0,566
<i>Thienemannimyia sp.</i>	0,996	0,456	0,447	0,551
<i>Paratendipes albimanus</i>	0,965	0,475	0,456	0,525
<i>Nais communis</i>	0,845	0,324	0,379	0,525
<i>Paracladopelma gr. camptolabis</i>	0,983	0,500	0,468	0,522
<i>Stempellina almi</i>	0,940	0,459	0,448	0,519
<i>Polypedilum convictum</i>	0,970	0,497	0,467	0,517
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i>	0,905	0,436	0,437	0,510
<i>Harnischia fuscimana</i>	0,910	0,445	0,442	0,508
<i>Sialis sp.</i>	0,939	0,483	0,460	0,507
<i>Paratanytarsus lauterborni</i>	0,879	0,410	0,424	0,507
<i>Clinotanypus nervosus</i>	0,838	0,368	0,402	0,501

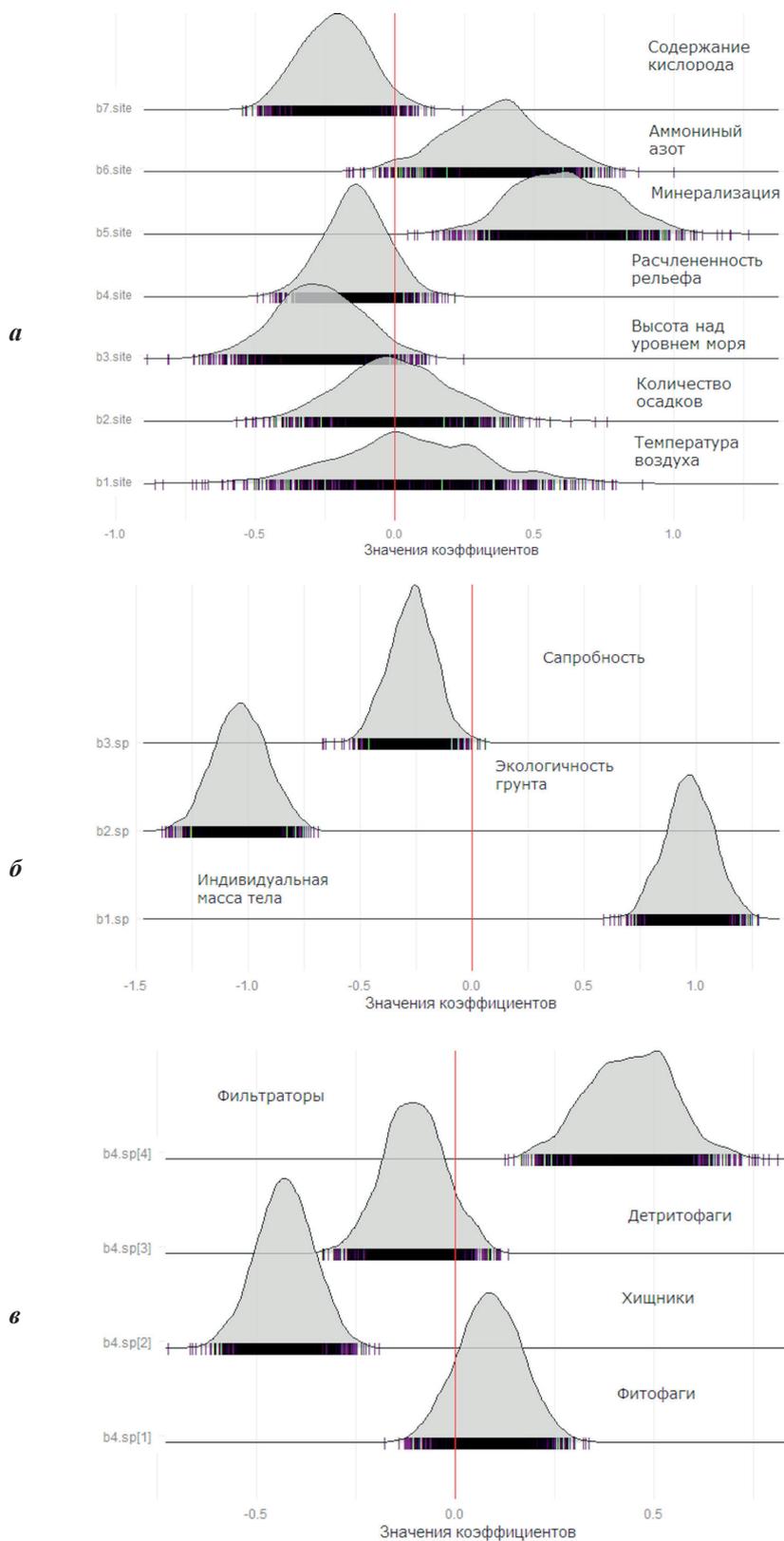


Рис. 5. Апостериорные распределения коэффициентов логистической регрессии b_{sp} и b_{ite} : а) абиотические переменные по участкам; б) свойства видов количественные; в) трофические группы видов

сообществу, но пока не обнаружены, и «серое разнообразие», когда модель признает присутствие вида в матрице Y маловероятным. С использованием ROC-анализа точность правильного предсказания наблюдаемых видов составила 81%.

Матрица вероятностей D предназначалась для «фильтрации» темного разнообразия блокированием двух взаимоисключающих сценариев: а) свойства вида не позволяют ему развиваться на биотопе, подходящем по аутоэкологическим характеристикам и б) факторы среды на участке препятствуют появлению вида, независимо от его биологических свойств. В качестве примера приведем анализ видового состава типичной малой реки Тукшумка, имеющий умеренный уровень стресса со стороны факторов среды ($d_{site} = 0,438$). По результатам двух проб было обнаружено 19 видов, и еще 16 видов были отобраны в качестве показателя потенциального видового богатства, которое вероятнее всего будет выявлено при повторном взятии проб (см. табл. 2).

Важное значение для предметной интерпретации имеют коэффициенты двух моделей логистической регрессии $b_{t.sp-i}$ и $b_{y.site-j}$ для каждого t -го свойства i -го вида и каждой v -й абиотической переменной на j -м участке соответственно. В этих моделях положительные значения коэффициентов приводят к возрастанию индивидуальных значений средства с увеличением числовых независимых переменных, и, соответственно, возрастает шанс отсутствия i -го вида на участке j . Апостериорные плотности распределения, представленные на рис. 5, дают возможность заключить, что малозначимыми являются климатические факторы (температура воздуха и осадки), а также никак не влияют на встречаемость типы питания видов, относящие их к фитофагам и детритофагам, поскольку значительная часть распределения их коэффициентов близка к 0. Очевидно также, что при прочих равных условиях соленость воды и содержание ионов аммония снижает вероятность появления видов, тогда как насыщение кислородом, наоборот, увеличивает. Труднее приходится распространяться видам с большой массой тела и детритофагам (в отличие от хищников). Не столь понятна связь встречаемости видов с качеством донных отложений и сапробностью, но можно высказать предположение, что видам, адаптировавшимся к «тяжелым» грунтам и полисапробным водотокам, легче освоиться в менее экстремальных условиях.

Заключение

Построение ординационных и вероятностных моделей формирования видового состава становится важным инструментом при проведении экологических и биогеографических исследований. На региональ-

ном уровне эти модели связывают биоразнообразие локальных участков с пулом видов всего мета-сообщества, что позволяет объяснить экологические механизмы формирования лотических сообществ, композиционные сдвиги и потоки распространения организмов в пространстве. Исследования с привлечением модельных коэффициентов позволяют понять особенности функциональной экологии: например, как биологические свойства видов в сочетании с абиотическими характеристиками биотопов сказываются на реализации потенциального богатства видов в той или иной местности. Изучение состава видов, с высокой вероятностью включенных в темное разнообразие, может быть полезно при определении приоритетов охраны природы: среди них могут оказаться либо исчезающие виды, нуждающиеся в сохранении, либо чужеродные виды, к будущим вторжениям которых следует своевременно подготовиться.

Если аутоэкологические исследования имеют более чем 100-летнюю историю, то привлечение биологических характеристик видов (таких как средний размер или индивидуальная масса, форма тела, продолжительность жизненных циклов, стадии и количество генераций, особенности размножения, подвижность личинок и участие в дрефте, тип питания и дыхания, энергетический обмен, суточные изменения активности и др.) началось только в последние десятилетия. В первую очередь, такие исследования сдерживаются отсутствием скоординированных усилий всего мирового научного сообщества по созданию общедоступной базы данных по систематике и свойствам видов [15].

В то же время, объяснения, почему следует обнаружить i -й вид на j -м участке, не сводятся только к абиотическим факторам, биологическим свойствам видов и частотам их совместной встречаемости. В большинстве случаев реализуемый план исследований связан с пространственными координатами, и тогда состав видов обусловлен пространственной автокорреляцией (видовое богатство на участках, расположенных близко друг к другу, вероятнее всего, будет более сходными, чем для выборочных точек, расположенных далеко друг от друга). Кроме того, на таксономическом дереве можно выделить группы видов с высокой филогенетической корреляцией. В локальное сообщество для выполнения определенной экологической роли часто входит только часть видов каждой группы, и один вид постоянно сменяет другой, выполняя ту же функцию. В связи с этим современные многомерные модели совместного пространственного распределения видов [12, 16] дополнительно учитывают филогенетическую структуру сообществ и пространственную автокорреляцию данных в точках наблюдений.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Зинченко ТД. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти: Кассандра; 2011.
2. Шитиков ВК, Зинченко ТД. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). Теоретическая и прикладная экология. 2019;(1):5-11.

Общий список литературы/References

1. Zinchenko TD. Ekologo-Faunisticheskaya Kharakteristika Khironomid (Diptera, Chironomidae) Malykh Rek Basseyna Sredney i Nizhney Volgi (Atlas). [Ecological and Faunal Characteristics of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers of the Middle and Lower Volga basin (Atlas)]. Togliatti: Kassandra; 2011. (In Russ.)
2. Shitikov VK, Zinchenko TD. [Multivariate statistical analysis of ecological communities (a review)]. Teoreticheskaya i Prikladnaya Ekologiya. 2019;(1):5-11. (In Russ.)
3. Carmona CP, Pärtel M. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from cooccurrence data. *Glob Ecol Biogeogr*. 2021;30(1):316-26.
4. Dolédec S, Stutzner B, Bournaud M. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biol*. 1999;42:737-58.
5. Dolédec S, Chessel D, ter Braak CJF, Champely S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ Ecol Stat*. 1996;3:143-66.
6. Dray S, Legendre P. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*. 2008;89:3400-12.
7. Fujinuma J, Pärtel M. Decomposing dark diversity affinities of species and sites using Bayesian method: What accounts for absences of species at suitable sites? *Meth Ecol Evolut*. 2023;14(7):1796-807.
8. Golovatyuk LV, Shitikov VK, Zinchenko TD. Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the Middle and Lower Volga Basin. *Biol Bull*. 2018;45(10):1262-8.
9. Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen: Pudoc; 1987.
10. Keddy PA. A pragmatic approach to functional ecology. *Funct Ecol*. 1992;6:621-6.
11. Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien ML. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*. 1997;78:547-62.
12. Ovaskainen O, Abrego N. *Species Distribution Modelling: With Applications in R*. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 2020.
13. Peng FJ, ter Braak CJF, RicoA, van den Brink PJ. Double constrained ordination for assessing biological trait responses to multiple stressors: A case study with benthic macroinvertebrate communities. *Sci Tot Environ*. 2021;754:142171.
14. Peres-Neto PR, Dray S, ter Braak CJF. Linking trait variation to the environment: critical issues with community-weighted mean correlation resolved by the fourth-corner approach. *Ecography*. 2017;40:806-16.
15. Rico A, van den Brink PJ. Evaluating aquatic invertebrate vulnerability to insecticides based on intrinsic sensitivity, biological traits, and toxic mode of action. *Environ Toxicol Chem*. 2015;34:1907-17.
16. Shitikov VK, Zinchenko TD, Golovatyuk LV. Models of joint distribution of species on the example of benthic communities from small rivers of the Volga Basin. *Biol Bull Rev*. 2022;12(1):84-93.
17. Sîrbu I, Benedek AM, Sîrbu M. Variation partitioning in double-constrained multivariate analyses: linking communities, environment, space, functional traits, and ecological niches. *Oecologia*. 2021;197:43-59.
18. ter Braak CJF, Šmilauer P, Dray S. Algorithms and biplots for double constrained correspondence analysis. *Environ Ecol Stat*. 2018;25:171-97.
19. Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucaedron* taxa. *Ecology*. 2004.85:1688-99.
20. Townsend CR, Hildrew AG. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biol*. 1994;31:265-275.